ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 38, 4, 2004

УДК 576.895.12271

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ СРЕДИННЫХ КРЮЧЬЕВ (ХАМУЛЕЙ) У МОНОГЕНЕЙ

© Т. А. Тимофеева

Предложена новая гипотеза возникновения срединных крючьев (хамулей) у моногеней. Хамули возникли на самых ранних этапах эволюции последних как прикрепительные образования взрослых форм, обитавших на жаберных лепестках. Первоначально 2 пары крючьев располагались латерально перед личиночным церкомером. Главным направлением эволюции моногеней стала концентрация всех прикрепительных образований на растущем церкомере. В связи с этим онкобласты, в которых формируются хамули, стали мигрировать в диск, где они заняли положение у заднего края диска, которое характерно для полиопистокотилей и многих монопистокотилей. Эволюция дактилогиридей и гиродактилоидей, связанная с освоением костистых рыб, пошла по пути неотении. Ускоренное развитие хамулей еще во время их миграции привело к образованию в этих группах новых пар, (собственно срединных крючьев), состоявших из крючьев противоположных сторон, связанных в единый комплекс поперечными соединительными пластинками (bars). Наличие 4 хамулей является плезиоморфией для всех моногеней, а уменьшение их числа вплоть до полного исчезновения — апоморфными состояниями. Образование новых пар и наличие соединительных пластинок можно считать важнейшими апоморфиями отрядов Dactylogyridea и Gyrodactyloidea, но возникшими, вероятнее всего, конвергентно.

Срединные крючья (anchors) или хамули (hamuli), как их предложил называть Ллевеллин (Llewellyn, 1963), в отличие от краевых или личиночных крючьев имеются у большинства моногеней. Особенно хорошо они заметны у представителей отряда Dactylogyridea, в которых, как правило, занимают центральное положение на диске (отсюда и их название — срединные крючья) и играют зачастую главную роль в прикреплении этих мелких моногеней. В других крупных таксонах Monopusthocotylea их роль значительно скромнее, а у Polyopisthocotylea они участвуют только в прикреплении онкомирацидиев и ранних постличиночных стадий развития, передавая в дальнейшем важнейшую для моногеней функцию прикрепления более молодым в онтогенетическом и филогенетическом значении структур — клапанам и присоскам.

Хамули являются парными образованиями. Обычно присутствуют 2 или 1 пара хамулей, но иногда один из крючьев пары может быть недоразвит, и тогда имеется нечетное число хамулей: 3 (*Trinigyrus*, *Heteronchocleidus*) или 1 (*Urogyrus*). Во многих случаях они вообще отсутствуют. Форма хамулей может быть также самой разнообразной (рис. 1).

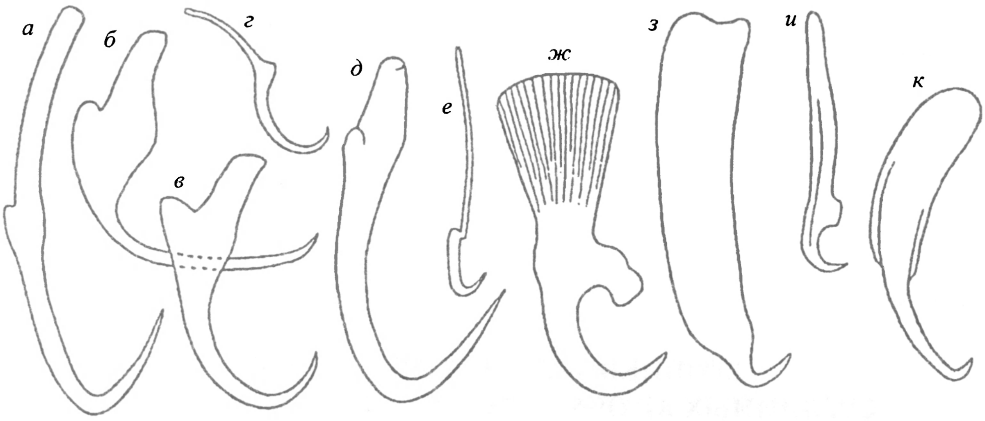

Рис. 1. Различные типы срединных крючьев (по: Быховский, 1957).

а — *Dactylogyrus anchoratus*; *б* — *D. alatus*; *в* — *D. wunderi*; *г* — *Mazocraes alosae*; *д* — *Gyrodactylus medius*; *е* — *Diplozoon paradoxum*; *ж* — *Octostoma scombri*; *з* — *Nitzschia sturionis*; *и* — *Dasybatotrema dasybatis*; *к* — *Thaumatocotyle dasybatis*.

Fig. 1. Different types of hamuli.

В данной работе я попытаюсь ответить на вопрос, на каком этапе эволюции моногеней появились хамули, в каком количестве, какова была их функция и где они располагались у первых моногеней.

Изучение химической природы различных прикрепительных склеритов моногеней привело Лайонс (Lyons, 1966) к выводу, что крючья (краевые и хамули) являются наиболее примитивным типом прикрепительных структур у моногеней, и они первыми возникают в онтогенезе и филогенезе червей. Крючья состоят из кератина в отличие от склеритов клапанов, соединительных пластинок, склеритов псевдодиска акантокотилид и сквамодисков диплектанид, не содержащих цистина и появившихся в филогенезе моногеней значительно позднее (Lyons, 1966, стр. 97).

Онкомирацидии большинства групп Monopisthocotylea вылупляются из яйца с диском, вооруженным только краевыми (личиночными) крючьями. Многочисленные исследования развития моногеней показали, что у подавляющего большинства дактилогиридей хамули закладываются в задней части тела и лишь во время постэмбрионального развития мигрируют в прикрепительный диск, где принимают окончательную форму и размеры, присущие взрослым особям (рис. 2) (Быховский, 1957; Kearn, 1968; Lambert, 1980, и др.). Но бывают случаи, когда одна из пар хамулей формируется прямо в диске, например у *Diplectanum aequans* (Kearn, 1968). Эти факты позволили Ламберу (Lambert, 1980) выдвинуть гипотезу о миграции онкобластов у Dactylogyridea. По его мнению, онкобласты, ответственные за формирование хамулей, мигрируют из задней части тела непосредственно в прикрепительный диск. При этом мигрировать они могут как в активном состоянии уже с развивающимися хамулями, так и в неактивном состоянии еще до закладки последних. Эта гипотеза была сформулирована Ламбером для представителей отряда Dactylogyridea, однако, на мой взгляд, она вполне приложима ко всем остальным моногенеям, у которых хамули закладываются непосредственно в прикрепительном диске. По-видимому, миграция онкобластов у представителей этих групп происходит также в неактивном состоянии.

Необходимо отметить, что с хамулями часто связаны одноклеточные железы, тела которых располагаются в задней части тела, и только их прото-

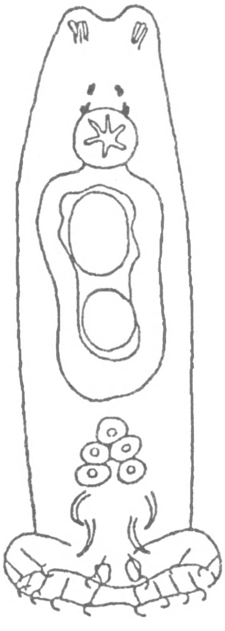

Рис. 2. Стадия развития *Protancyrocephalus strelkowi*; закладка срединных крючьев в теле червя (по: Быховский, 1957).

Fig. 2. The development of the hamuli in *Protancyrocephalus strelkowi.*

ки открываются рядом с остриями срединных крючьев. Мускулатура, приводящая в движение хамули, представлена двумя мышечными тяжами, тянущимися также из задней части тела.

Все выше перечисленные факты наталкивают на мысль, что когда-то хамули располагались у моногеней не в диске, а впереди него. Церкомер с краевыми (личиночными) крючьями следует рассматривать прежде всего как личиночный орган, с помощью которого онкомирацидии зацепляются за эпителий хозяина. Прикрепительные образования взрослых форм формируются в онтогенезе позднее. У моногеней они представлены самыми различными структурами. Рассмотрим основные типы прикрепления заднего конца тела моногеней, обращая особое внимание на количество, расположение и участие в этом процессе хамулей.

Как уже упоминалось выше, прикрепление взрослых Polyopisthocotylea осуществляется с помощью клапанов или присосок, однако у личинок и на ранних стадиях развития 2 или 1 пара хамулей присутствуют. Часто они сохраняются и у взрослых червей. Располагаются они всегда у заднего края диска обычно между II и III краевыми крючьями (рис. 3).

Среди Monopisthocotylea имеется гораздо большее разнообразие как в способах прикрепления, так и в местах обитания червей. У капсалид и монокотилид, имеющих обычно значительные размеры, на диске развиваются радиальные мышечные септы, превращающие его таким образом в мощную ячеистую присоску. У капсалид при этом сохраняются обе пары хамулей, из которых передние вместе с видоизмененными краевыми крючьями одной пары действуют как пара пинцетов, защемляя мягкие ткани, попавшие в полость присоски (рис. 4 *Б*, *В*). У монокотилид остается лишь 1 пара ха-

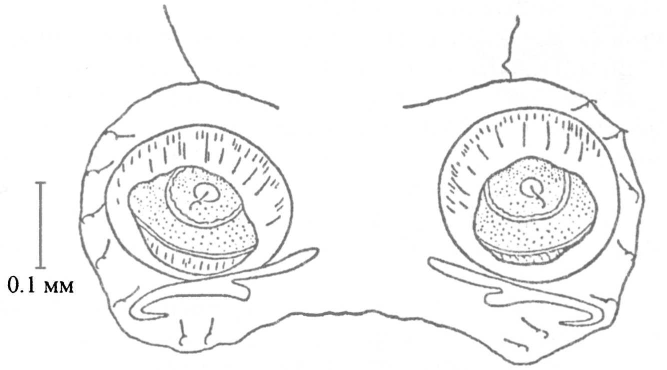

Рис. 3. Расположение хамулей в диске *Sphyranura osleri* (Polyopisthocotylea) (по: Быховский, 1957).

Fig. 3. Haptor with hamuli of *Sphyranyra osleri* (Polyopisthocotylea).

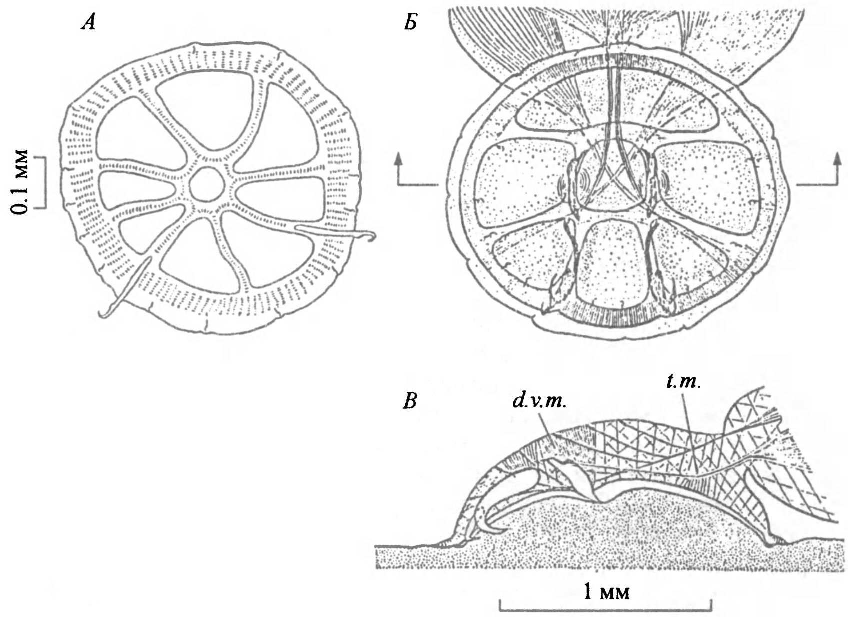

Рис. 4. Прикрепительный диск с хамулями у капсалид и монокотилид.

А и *Б* — *Pseudobenedenia nototheni*a (по: Williams et al., 1973); *В* — *Heterocotyle* sp. (по: Быховский, 1957).

Fig. 4. Haptors and hamuli in capsalids and monocotylids.

мулей, лежащих на концах задне-латеральных септ (рис. 4 *А*). У акантокотилид перед личиночным церкомером развивается мощный вторичный прикрепительный диск с мышечными гребнями, несущими у представителей рода *Acanthocotyle* поверхностные склериты (рис. 5 *А*). Хамули у акантокотилид отсутствуют. Представители Microbothriidae и Udonellidae прикрепляются к твердым поверхностям за счет клейкого цемента; их диски вообще лишены каких бы то ни было крючьев (рис. 5 *Б*, *В*).

Представителям отрядов Dactylogyridea и Gyrodactyloidea свойствен прикрепительный аппарат крючкового типа, где срединные крючья (хамули) несомненно играют важную роль. Необходимо отметить, что только в этих двух отрядах хамули с противоположных сторон диска соединяются в пару посредством соединительных пластинок.

Дактилогиридей характеризует необыкновенное разнообразие формы хамулей и соединительных пластинок. В большинстве семейств этого отряда имеется 2 пары хамулей, у некоторых сохраняется только 1 пара, но у ряда родов, относящихся к различным семействам, хамули полностью отсутствуют. В отличие от П. И. Герасева (Герасев, 1995, 1998, 2002) я рассматриваю все эти случаи, как вторичные, связанные с изменением локализации червей, при которой срединные крючья не только не нужны, но зачастую и вредны, например при обитании паразитов в мочеточниках, яйцеводах и т. д.

Поскольку подавляющее число дактилогиридей является жаберными паразитами, они благодаря своим мелким размерам очень часто поселяются между вторичными жаберными лепестками. В этом случае наиболее эффективно прикрепление обеими сторонами диска, что мы и наблюдаем у многих представителей этого отряда. При такой локализации одна пара хамулей смотрит на дорсальную сторону, а другая — на вентральную. В связи с этим

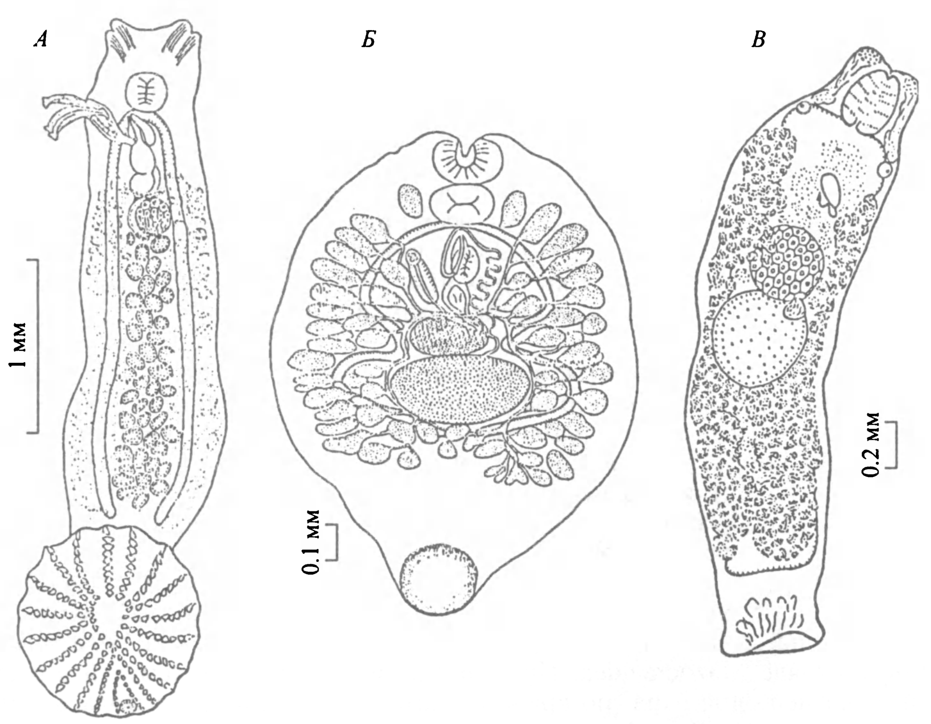

Рис. 5. Моногенеи без хамулей.

А — Acanthocotyle williamsi (по: Быховский, 1957); *Б — Leptocotyle minor* (по: Быховский, 1957); *В — Udonella caligorum* (по: Корнакова, Тимофеева, 1981).

Fig. 5. Monogeneans without hamuli.

их обычно называют дорсальными и вентральными хамулями. Располагаются хамули (во всяком случае более задняя пара), как правило, также между 2-й и 3-й парами краевых, учитывая что 1-я пара занимает центральное положение в большинстве семейств отряда.

У представителей отряда Gyrodactyloidea имеется только 1 пара хамулей, но есть несколько родов вторично их лишенных. Хамули обычно соединены двумя пластинками и располагаются на особой вентральной лопасти, но не в задней части диска, а в центральной, что не позволяет определить их положение по отношению к краевым крючьям. Развитие *Oogyrodactylus*, относящегося к семейству яйцекладущих гиродактилид, ясно показывает, что зачатки хамулей, также как и у личинок дактилогиридей располагаются перед личиночным диском и только в процессе развития смещаются в его центр.

Таким образом, подытоживая выше сказанное, можно сделать следующие выводы.

1. Закладка хамулей имеет место перед личиночным церкомером, и лишь потом они мигрируют в диск.

2. Основное место расположения хамулей у современных моногеней между 2-ми и 3-ми краевыми крючьями.

3. Исходное число хамулей 4, т. е. 2 пары. Уменьшение их до 1 пары и полное исчезновение — вторичные явления.

В связи с вышеперечисленными фактами я хочу предложить следующую гипотезу возникновения и эволюции хамулей у моногеней.

Хамули возникли как парные латеральные образования, состоящие из двух близко расположенных крупных крючьев, действующих как пинцет, защемляющий жаберные ткани хозяина. Локализовались они в задней части тела непосредственно перед личиночным церкомером. По всей вероятности, с ними были связаны и железы, располагающиеся рядом.

В дальнейшем главным направлением эволюции прикрепительного аппарата моногеней стала концентрация всех прикрепительных образований на растущем церкомере (диске). По этому пути пошли все моногенеи, за исключением акантокотилид, у которых прикрепление осуществляется за счет вторичного диска — разрастающейся задней части тела непосредственно перед церкомером.

В связи с этим онкобласты, в которых должны были развиваться хамули, стали мигрировать в церкомер на разных стадиях развития последнего. Миграция онкобластов может происходить как во время эмбриогенеза (большинство полиопистокотилей, некоторые монопистокотилеи, например, *Nitzschia sturionis*), так и позднее, уже во время постэмбрионального развития червей. Миграцию онкобластов в активном состоянии с закладкам хамулей демонстрируют представители отряда Dactylogyridea (рис. 2).

По всей вероятности, оба крючка каждой латеральной пары хамулей закладывались не одновременно, а в определенной последовательности, как это можно наблюдать, например, при формировании скелета створок клапанов в отряде Mazocraeidea. При миграции онкобластов хамулей в растущий церкомер одна пара (по крючку с каждой стороны) оказывалась в диске раньше другой. Возможно, что и формы обоих крючьев первоначальной пары также несколько различались. Во всяком случае, все 4 крючка заняли на диске палеозойских моногеней новое положение. Они локализовались теперь на заднем крае диска, но латеральнее краевых крючьев 1-й и 2-й пар. Характер их действия также изменился. В результате миграции они перестали действовать как парные образования и теперь зацеплялись за ткани хозяина подобно краевым крючьям. Надо учитывать, что в это время происходило формирование новых прикрепительных структур диска в связи с увеличением размеров тела древних моногеней, осваивавших новые места обитания на теле хозяина. Роль хамулей при этом становилась в достаточной степени второстепенной и незначительной.

Ситуация изменилась с появлением на исторической арене костистых рыб. Первые Teleostei были мелкими планктонными рыбами, наиболее сходными с современными сельдеобразными. Осваивали этих новых хозяев личинки моногеней, обитавших на рыбах, господствовавших в то время, скорее всего, каких-то хрящевых. Личинки отдельных видов сумели прижиться на новых хозяевах, но при этом они столкнулись с рядом трудностей. Как уже упоминалось, первые костистые рыбы были мелкими с нежными жабрами. Жить и давать потомство на таких жабрах могли только мелкие формы, и эволюция этих моногеней пошла по пути прогенеза. Ускоренного развития требовали прежде всего органы прикрепления и размножения. При небольших размерах червей оказался опять востребован крючковый аппарат прикрепления. Ускоренное развитие вело к тому, что хамули закладывались в склеробластах на самых ранних стадиях постличиночного развития или даже еще во время эмбриогенеза. Формирование и прорезывание острия хамулей (т. е. начало их функционирования) также сдвигалось на время их миграции из заднего конца тела к заднему краю диска. Таким образом, хамули оказывались действующими, находясь еще только в передней или центральной части диска. Поскольку закладка и миграция обоих крюч-

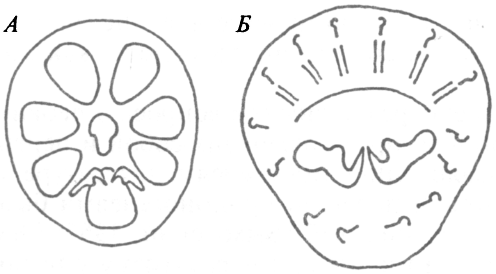

Рис. 6. Форма и положение дополнительных склеритов у *Dionchus* (*А*) и *Capsaloides* (*Б*) (по: Тимофеева, 1990).

Fig. 6. Haptors in *Dionchus* and *Capsaloides*.

ков первичной пары хамулей происходили разновременно, то они были пространственно разобщены, т. е. одна пара крючьев с правой и левой сторон оказывалась в более задней части диска, а другая соответственно запаздывала. Это создало предпосылку для образования новых пар хамулей, объединяющих крючья с разных сторон диска.

Крупные крючья, а именно такими были по своему происхождению хамули, чаще всего действуют парой, защемляя между собой жаберную ткань. Так действуют, например, дополнительные склериты капсалид родов *Dionchus* и *Capsaloides* (рис. 6), которые являются по происхождению измененными краевыми крючьями 1-й пары и лежат почти в центре диска при полной утрате хамулей (Тимофеева, 1990). Но в нашем случае хамули локализовались близко от краев диска и были значительно удалены друг от друга, поэтому были необходимы структуры, объединяющие их в пару. Так возникли соединительные пластинки (bars), связывающие хамули с левой и правой сторон в единую структуру. Соединительные пластинки характерны только для отрядов Dactylogyridea и Gyrodactyloidea. Создание новых пар хамулей и появление соединительных пластинок — важнейшие апоморфные черты этих двух групп.

Однако эти важнейшие признаки, по моему мнению, скорее всего следствие конвергентного развития в сходных условиях — на жабрах мелких древних Teleostei и, таким образом, не свидетельствуют о прямом родстве Dactylogyridea и Gyrodactyloidea. Ранее уже высказывалось мнение о неотеническом происхождении гирокотилид от личинок полиопистокотилидных моногеней, возможно, полистоматид (Lambert, 1979; Shinn et al., 1997). Скорее всего, предки обеих групп пошли по пути неотении при освоении жабр первых кистистых рыб. Но предками их были, конечно, моногенеи, относящиеся к разным группам Monopisthocotylea. На это указывают большие морфологические различия между дактилогиридеями и гиродактилоидеями, в частности, строение копулятивного аппарата, переднего конца, хетотаксии. Сходство же в строении прикрепительного аппарата этих мелких, преимущественно жаберных моногеней, является конвергентным. При этом надо отметить, что если предки Dactylogyridea сохранили обе пары хамулей, то предки Gyrodactyloidea обладали только одной парой или утратили вторую во время своего становления.

Таким образом, наличие 4 хамулей, составлявших первоначально 2 латеральные пары, является плезиоморфией для всех моногеней, а уменьшение их числа вплоть до полного исчезновения — апоморфными состояниями. Отсутствие хамулей у Acanthocotylidae, Microbothriidae и Udonellidae, по моему мнению, также вторичное явление, поскольку прикрепление этих групп происходит на совсем другой основе, как это уже упоминалось выше.

Здесь необходимо еще раз коснуться вопроса о первичном месте паразитирования промоногеней, представлявших собой и первых Neodermata. Дело в том, что в посвященной моногенеям литературе господствует точка зрения, согласно которой первыми промоногенеями были формы, жившие на поверхности тела древних рыб (Быховский, 1957; Llewellyn 1965, и др.). Ранее я писала о том, что переход к паразитизму у предков моногеней мог происходить только в жаберной полости, а не на поверхности тела хозяев (Timofeeva, 1997). По-видимому, это случилось на самых ранних стадиях эволюции позвоночных задолго до развития у них челюстей и было напрямую связано с развитием жаберного аппарата и его участием в питании древнейших позвоночных (Mallatt, 1984a, b, 1996). По мнению Маллата (Mallatt, 1984b), уже общие предки круглоротых и челюстных имели хорошо развитые жабры и существовали с конца кембрия. Это были бентосные морские животные, питавшиеся суспензией мелких органических частиц, собираемых с помощью жабр и направляемых затем в глотку и пищеварительный тракт. Таким образом, жабры первых позвоночных с успехом совмещали 2 важные функции: дыхание и питание, а как мы знаем, именно респираторный и оральный пути являются главными путями любой инфекции, особенно если мы расширим рамки паразитизма для включения в него бактерий и вирусов. Все остальные пути заражения хозяина будут вторичными: проникновение через покровы, использование промежуточных хозяев и переносчиков и другие.

По-видимому, некоторые из попадавших и застревавших на жабрах организмов сумели преодолеть защитные реакции тканей хозяина и приспособиться к существованию на жаберных лепестках первых позвоночных. В этом случае совершенно закономерно появление у промоногеней (предками которых, вероятно, были какие-то свободноживущие неофорные турбеллярии) прикрепительного аппарата именно крючкового типа, позволявшего им зацепляться за жаберный эпителий, чтобы не быть увлеченными далее в пищеварительный тракт. Все это хорошо согласуется с мнением Лайонс (Lyons, 1966) о том, что краевые крючья и хамули являются наиболее примитивными прикрепительными образованиями моногеней, и с предложенной мной трактовкой появления и дальнейшей эволюции хамулей.

Список литературы

Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Наука, 1957. 509 с.

Герасев П. И. Анализ способов заражения моногенеями (Monogenea, Platyhelminthes) // Зоол. журн. 1995. Т. 74, вып. 11. С. 23—31.

Герасев П. И. Семейство Tetraonchidae (Monogenea): структура и положение среди моногеней // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 6. С. 544—552.

Герасев П. И. Дактилогириды (Monogenea: Dactylogyridea) с нетипичным числом срединных крючьев, их происхождение и филогенетическое значение. Литературные данные // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 2. С. 146—157.

Тимофеева Т. А. Филогенетические отношения капсалид и дионхид и положение последних в системе моногеней (Monogenea, Monopisthocotylea) // Труды ЗИН АН СССР. 1990. Т. 221. С. 3—16.

Kearn G. C. The development of the adhesive organs of some diplectanid, tetraonchid and dactylogyrid gill parasites (Monogenea) // Parasitology. 1968. Vol. 58. P. 149—163.

Lambert A. Recherches sur les affinities phyletiques des vers parasites Gyrodactyloidea (Monogenea) // C. r. Acad. sci., Paris, Serie D. 1979. Vol. 288. P. 231—233.

Lambert A. Oncomiracidium et phylogenese des Monogenea (Plathelminthes). 1-re Partie. Developpement post-larvaire // Ann. Parasitol. (Paris). 1980. T. 55. P. 165—198.

Llewellyn J. Larvae and larval development of monogeneans // Advan. Parasitol. 1963. Vol. 1. P. 287—326.

Llewellyn J. The evolution of parasitic platyhelmints // Evolution of parasites, 3-rd Symp. Brit. Soc. Parasitol., Blackwell Scient. Pub. Oxford, 1965. P. 47—78.

Llewellyn J. Phylogenetic inference from platyhelminth life cycle stages // Internat. J. Parasitol. 1986. Vol. 17. P. 281—289.

Lyons K. M. The chemical nature and evolutionary significance of monogenean attachment sclerites // Parasitology. 1966. Vol. 56. P. 63—70.

Mallatt J. Feeding ecology of the earliest vertebrates // Zool. Journ. Linn. Soc. 1984a. Vol. 82. P. 261—272.

Mallatt J. Early vertebrate evolution: pharyngeal structures and the origin of gnathostomes // Journ. Zool. Lond. 1984b. Vol. 204. P. 169—183.

Mallatt J. Ventilation and the origin of jawed vertebrates: a new mouth // Zool. Journ. Linn. Soc. 1996. Vol. 117. P. 329—404.

Shinn A. P., Gibson D., Sommerville C. Argentophilic structures as a diagnostic criterion for the discrimination of species of the genus Gyrodactylus von Nordmann (Monogenea) // Syst. Parasitol. 1997. Vol. 37, N 1. P. 47—57.

Timofeeva T. A. What is the primary site of attachment of proto-monogeneans: the body surface of the gill cavity? // Programme and abstracts of the 3-rd International Symposium on Monogenea. 25—30 august, Brno, Czech republic, 1997. P. 2.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург

Поступила 12.12.2003

ORIGIN AND EVOLUTION OF THE HAMULI IN THE MONOGENEANS

T. A. Timofeeva

Key words: Monogenea, hamuli, morphology, evolution.

SUMMARY

The hypothesis of the origin and evolution of the hamuli in monogeneans is proposed. It is suggested that the hamuli originated as the adult attachment organs of protomonogeneans inhabited the gills of the first vertebrates. Primarily they were represented by two lateral pairs of large hooks disposed anterior to the larval haptor. The fundamental direction in the evolution of monogeneans was the concentration of all attachment structures on the growing haptor. It the course of this evolutionary process, the hamuli onchoblasts migrated to the haptor, in which they had reached the position in the hind part of the haptor. The neotenic evolution of the Dactylogyridea and Gyrodactyloidea resulted in the forming new hamuli pairs. The hooks of opposite sides of the haptor are joined in a single complex within each side by the transverse plates (bars). So the presence of 4 hamuli is plesiomorphy for all the monogeneans and the presence of the transverse bars and new hamuli pairs are apomorphy for the Dactylogyridea and Gyrodactyloidea, whose evolution was linked with that of the Teleostei. The origin of the new hamuli pairs and transverse bars in the Dactylogyridea and Gyrodactyloidea appears to be a convergence.